

LA REPRODUCTION DES MOLLUSQUES BIVALVES EN ECLOSERIE

par

Nicole DEVAUCHELLE

IFREMER Centre de Brest, BP 70 - 29263 PLOUZANE

RESUME

Environnement optimal pour la gamétogenèse et la ponte, fécondité, nombre de pontes, vieillissement des reproducteurs, relations entre conditionnement et caractéristiques des parents et succès de l'élevage, tels sont les principaux sujets auxquels s'intéressent les écloséries de bivalves chaque fois que la reproduction d'une espèce doit être assurée. Il existe encore peu de données bibliographiques dans ce domaine précis, mais durant plusieurs dizaines d'années les mécanismes de la reproduction ont été étudiés chez les Mytilidae et les Ostreidae. En effet, largement cultivés en mer, ils représentaient un matériel expérimental de choix. Nous verrons donc dans ce papier comment les connaissances acquises et les méthodes d'études développées sur ce matériel peuvent aider à développer une recherche sur la reproduction des bivalves en éclosérie.

SUMMARY

Optimal environment required for gametogenesis and spawning, fertility rate, number of spawns, ageing of spawners, relationships between parental characteristics or conditioning and rearing success are the main topics of interest to bivalve hatcheries. Actually, the literature provides very few data in this particular field. Nevertheless, some reproduction mechanisms were studied on Mytilidae and Ostreidae because of the easy disposal of experimental material. Such knowledge might be a right basis for developing research on new species in hatcheries, as discussed in this paper.

Dans le domaine de l'aquaculture comme dans celui de la pêche, les travaux conduits sur la reproduction visent essentiellement à répondre aux deux questions suivantes :

1. Dans quelles conditions générales la reproduction d'une espèce est-elle observée, Quelles sont les performances en terme de fécondité ?

2. Dans quelle mesure la phase gamétogénétique conditionne-t-elle la survie ou la croissance des jeunes ?

La majorité des expériences porte sur la première question car, chronologiquement il n'est bien sûr pas possible d'en faire l'impasse. Aborder le second point est aussi beaucoup plus complexe, il faut le reconnaître : toute expérience menée dans ce sens doit en effet intégrer, d'une part l'action des divers paramètres agissant sur les caractéristiques des géniteurs, la gamétogenèse et la ponte, et d'autre part celle des facteurs susceptibles de modifier la survie des larves. Par conséquent, qu'il s'agisse des poissons, des crustacés ou des mollusques, peu de publications font état des relations Reproduction

- Elevage de larves ou de juvéniles. On constate pourtant que la reproduction d'une espèce demeure avec l'élevage larvaire un des principaux freins à l'interprétation des fluctuations de recrutement en mer ou au développement des élevages pour lesquels l'écloserie est indispensable. Les relations entre ces deux phases d'élevage soulèvent donc des interrogations auxquelles il faut répondre en partie par l'expérimentation en laboratoire. C'est ce que nous nous proposons de faire à l'IFREMER sur les mollusques visés par l'aquaculture nouvelle. Mais avant tout, nous avons voulu faire le point des connaissances actuelles en matière de reproduction des bivalves marins élevés en écloserie par une revue bibliographique et une enquête réalisée auprès de coopérants appartenant à des organismes de recherche et de production, publics et privés. Cette note rapporte les principales conclusions de cette démarche.

1. RESULTATS DE L'ENQUETE

Le questionnaire croisait des facteurs extrinsèques et intrinsèques généralement reconnus comme influant la reproduction des organismes marins avec certaines particularités, stades gamétogénétiques et larvaires. Seuls des renseignements d'ordre qualitatif étaient demandés, par discrétion d'une part, mais aussi pour mieux retenir l'importance relative des points de blocage.

Les destinataires ont été sélectionnés selon deux critères : une pratique des éclosiers de mollusques depuis un an au moins et (ou) une connaissance en biologie ou écologie des veneridae et pectinidae. Quatre vingt trois demandes ont été expédiées au Canada, aux USA, Chili, Vénézuéla, Nouvelle-Zélande, Philippines, Japon, et différents pays européens : UK, Espagne, Italie, Norvège, Danemark, Portugal et France. Quarante sont revenues dûment remplies, dont douze mentionnaient plus précisément la palourde japonaise Ruditapes philippinarum. Les autres concernaient trois ostreidae (Ostrea edulis, Crassostrea gigas et Crassostrea virginica), trois veneridae Venus antiqua, Ruditapes decussatus et Mercenaria mercenaria, deux pectinidae (Pecten maximus, Patinopecten yessoensis) et un mytilidae (Perna viridis).

1.1 - L'effet de facteurs intrinsèques

Parmi les facteurs susceptibles de modifier la reproduction et l'élevage larvaire, avaient été retenus dans le questionnaire : l'origine des femelles et (ou) des mâles, leur morphologie, leur âge et leur croissance avant première maturation, enfin leur état de santé.

Aucune indication n'a été fournie concernant l'origine des animaux et l'éventualité de dérives génétiques dues à l'élevage, ni par conséquent la liaison performances de reproduction - origine des reproducteurs. Par contre, la plupart des correspondants observent des règles dans le choix des reproducteurs. Les géniteurs sont généralement sélectionnés en fonction de leur âge et de leur croissance avant première maturation : un grossissement rapide serait, par exemple, associé au démarrage précoce et au bon déroulement de la gamétogenèse, ainsi qu'à un niveau élevé de la fécondité. Par ailleurs, l'indice de condition (poids sec de chair/poids sec de coquille) est souvent retenu comme bon critère de sélection, de même que la teneur de l'animal en glycogène pour les plus équipés en matériel d'analyse. A noter aussi que le stade de développement gamétogénétique conditionne la qualité des pontes : la mise en repos sexuel est en particulier une étape essentielle de la préparation des géniteurs destinés à effectuer un cycle complet de reproduction en dehors de la saison habituelle de ponte.

Enfin, pour la plupart, l'état sanitaire des reproducteurs devrait être contrôlé, mais il ne l'est pas dans les faits. Chacun reconnaît pourtant que les infections bactériennes ou parasitaires peuvent avoir un effet désastreux sur la reproduction, celui de Gyrodinium sur la fécondité et la normalité des larves ayant été cité plusieurs fois.

1.2 - Effet des facteurs extrinsèques

1.2.1 - Paramètres physicochimiques de l'eau de mer

L'influence des caractéristiques de l'eau de mer sur le succès du conditionnement est jugée très importante. La température jouerait bien sûr un rôle fondamental dans l'amorce, le déroulement de la gamétogenèse et la stimulation des pontes, et par contre coup sur les taux d'éclosion et les malformations larvaires. Reste à déterminer l'importance relative de l'action directe sur le métabolisme par rapport à l'action indirecte via la disponibilité en nourriture, par exemple, ceci aux différents stades de la gamétogenèse.

L'effet de la salinité est moins bien cerné. A plusieurs reprises pourtant, des débuts de gamétogenèse ont été notés synchrones de fortes dessalures.

Parmi les autres paramètres physicochimiques d'importance ont été cités le pH et la turbidité. Ainsi, pour l'huître et la palourde, le conditionnement devrait se faire à pH 7.8-8.2, avec une turbidité inférieure à 50 à 80 mg/l pour éviter des blocages de maturation : des perturbations dont la nature n'a pas été précisée auraient été notées lorsque la charge en matière organique dissoute dépasse 20 mg/l. Dernier point intéressant à relever : l'adjonction de sels minéraux dans le milieu d'élevage améliorerait sensiblement les performances de reproduction, en terme de fécondité. Observation faite sur Ruditapes decussatus.

1.2.2 - Techniques d'élevage, de fécondation et d'incubation

Le conditionnement des reproducteurs

Sexer les espèces gonochoriques serait utile au moment de la constitution des stocks de reproducteurs. On considère, en effet, que les populations de reproducteurs gonochoriques prélevées dans le milieu ont un sex ratio (♂/♀) proche de 1. Dans la pratique, c'est rarement ainsi et aucune méthode de sexage connue ne permet encore de l'indiquer, sans risque majeur pour l'animal. Le sexe des espèces caractérisées par un hermaphroditisme successif est établi par rapport à leur âge. Dans ce cas et jusqu'à présent, il n'a pas paru utile de recourir à des méthodes de sexage plus élaborées. Pour ces deux modes de reproduction, les futurs géniteurs sont choisis au hasard ou représentent pour moitié deux classes d'âge successives, en espérant que les proportions mâle/femelle des animaux répartis en bacs d'élevage seront équivalentes.

Les reproducteurs sont stockés dans des bassins de volume, de formes ou de matériaux très variés. Du sable (10-20 cm) peut en tapisser le fond. Il s'agit en fait d'habitudes liées à l'espèce. Ainsi huîtres et clams sont souvent conditionnés sans sable, tandis que les palourdes sont traditionnellement placées dans du sable vaseux.

La plupart du temps, la simulation de l'habitat naturel n'est pas recherchée.

Seule la densité des reproducteurs dans les enceintes d'élevage est contrôlée. Dans la pratique, les charges de 0,5 à 1,5 kg/m² sont conseillées. Est-ce par mimétisme avec les densités d'élevage sur estran ? Seul John Bayes défie toute concurrence mais non pas tout bon sens en stockant les palourdes en colonne à environ 50 kg/m². Les palourdes ainsi tassées font elles-mêmes effet de sédiment et, dans ces conditions, la filtration ne paraît pas altérée.

La fécondation

La fécondation artificielle est une règle dans toutes les écloséries de mollusques. La procédure inclut des stress de différentes origines pour stimuler ponte et spermiation. Ovules et sperme sont collectés dans des récipients séparés. Puis les gamètes sont mélangés. A ce stade de l'opération, la polyspermie est souvent mentionnée comme provoquant de mauvais taux d'éclosion ainsi que le développement anormal des larves. Afin d'éviter ces problèmes, il est recommandé de respecter le rapport de 10 spermatozoïdes pour 1 ovule.

L'incubation

L'élevage des mollusques se pratique généralement jusqu'au stade D en eau non renouvelée, stagnante ou légèrement aérée, avec ou sans chloramphénicol. L'utilisation d'antibiotiques est souvent recommandée à doses faibles : 0,05 à 0,08 g/litre. Cette phase de l'élevage est très sensible. Les chocs mécaniques en particulier doivent être réduits au maximum. Les mauvais traitements entraînent l'abaissement des taux d'éclosion et l'augmentation des malformations larvaires répercutées jusqu'à la métamorphose.

1.2.3 - L'alimentation

Les effets de l'alimentation sont considérés comme au moins aussi importants que ceux de la température sur l'ensemble du phénomène reproduction. La gamétogenèse, la fécondité, la composition biochimique des gonades et des oeufs, les déformations et survies larvaires peuvent être affectées par les modifications de l'alimentation. Les mollusques compenseraient une déficience en qualité en absorbant un plus grand nombre de cellules. Par conséquent, les algues sont en général distribuées en continu et en excès à des concentrations de 30 à 300 cellules/ μ l. Les consommations par animal et par jour ont été estimées à 10^9 cellules, ce qui représente en moyenne annuelle une valeur supérieure à la consommation en milieu extérieur d'un facteur 100. Les besoins spécifiques sont mal connus. Pour pallier d'éventuelles carences et en même temps la variabilité de la qualité des cultures d'algues, les géniteurs sont le plus souvent nourris d'un mélange de trois espèces d'algues au moins, dont une diatomée. Les veneridae, en particulier Ruditapes philippinarum se reproduisent bien en se nourrissant exclusivement de diatomées, Chaetoceros ou Skeletonema, par exemple.

1.2.4 - La lumière

La ponte pourrait être stimulée par une augmentation de l'intensité lumineuse, de jour par l'ensoleillement, de nuit sous l'effet de l'éclairage lunaire. A noter pour ce dernier point que des pontes importantes sont observées au moment des pleines lunes et (ou) des fortes marées. Dans la mesure où elles doivent être associées à des mises à sec et (ou) des dessalures importantes et (ou) des variations plus fortes de la température, il est difficile d'attribuer au seul éclairage la responsabilité du déclenchement des pontes.

En résumé, on retiendra que, en matière de stockage des reproducteurs, il n'existe pas de normes zootechniques bien établies. Pour une qualité d'eau "moyenne" de salinité 32-36 ‰, les facteurs les plus déterminants, pour la qualité de conditionnement, sont autant la température que l'alimentation (par les éléments dissous ou les algues fourrages distribuées). Sauf exception (Pecten maximus, Ostreidae), les besoins en température pendant la gamétogenèse ont été définis empiriquement. Par ailleurs, les scénarios de stimulation de ponte sont directement inspirés des travaux de Loosanoff sur l'huître (1963) : chocs thermiques successifs d'un 5-10°C. Les résultats sont très variables d'une espèce à l'autre. Quand cette technique échoue, un cocktail d'autres est testé : mises à sec, UV, chocs mécaniques, dessalures ... Dans l'ensemble les veneridae répondent moins bien que les pectinidae et les ostreidae aux diverses stimulations. Pour l'alimentation, les conseils se résument en deux mots : variété et quantité. Le choix des reproducteurs est en troisième position dans la liste des facteurs déterminants.

1.3 - Effet "de la reproduction et de l'incubation" sur l'élevage larvaire

L'intitulé de ce paragraphe résume la seconde partie du questionnaire. Le tableau 1 en rapporte les résultats, exprimés en intensité relative, des effets attribués à chaque grande catégorie de facteurs. Cinq points doivent surtout retenir l'attention :

1) Les caractéristiques intrinsèques modifieraient essentiellement les taux d'éclosion des oeufs puis, moins fortement, les taux de malformation au stade D, la croissance avant métamorphose, le taux de métamorphose et la survie des juvéniles.

2) Le mode de conditionnement des reproducteurs influencerait en premier lieu des taux d'éclosion et de métamorphose puis, à un moindre degré, la croissance avant métamorphose et les malformations larvaires jusqu'à la métamorphose.

3) L'impact des conditions d'incubation est proche de celui des conditions de stockage des reproducteurs : influence prédominante sur les taux d'éclosion et les malformations des larves D puis, à un niveau plus faible, sur la croissance des larves avant métamorphose et sur le taux de métamorphose, enfin légèrement sur les malformations des larves pédivéligères, et de manière inattendue sur la survie et la croissance des juvéniles.

4) Les correspondants soulignent clairement l'effet de certains facteurs extrinsèques (globalement caractéristiques du conditionnement des reproducteurs et de l'incubation des oeufs) sur l'élevage des jeunes. Séparément ou par effet conjugué, ils pourraient faire échouer à eux seuls un élevage, au moins jusqu'au stade pédivéligère. Par contre, la nature des relations entre caractéristiques propres des parents et élevage est ignorée. Elle est cependant suspectée et jugée non négligeable.

5) L'effet de ces facteurs, quelle qu'en soit l'origine, se ressent essentiellement en élevage larvaire et au cours de la métamorphose. Il est moins souligné aux stades juvéniles pour lesquels les réponses sont, en plus, souvent contradictoires. Les relations les plus marquées sont, par intensité décroissante, les relations entre type de conditionnement ou d'incubation et taux d'éclosion, de survie et de croissance larvaire avant métamorphose. L'impact du conditionnement et de l'incubation sur le nombre de larves métamorphosées, bien qu'étudié, apparaît mineur comparé aux relations précédemment citées.

Tableau 1

A \ B		LARVES D 1 à 3 jours		LARVES AVANT METAMORPHOSE		SURVIE A LA METAMORPHOSE	JUVENILES		
		survie	malform.	croissance	malform.	larves D à postlarves	survie	croissance	malform.
REPONSES	% pas nettes								
	% positives								
	% negatives								
CARACTERISTIQUE DES PARENTS									
CONDITIONS DE MATURATION (conditionnement)									
CONDITIONS D'INCUBATION									

NOMBRE DE DONNEES < 15 15 à 20 25 à 30 > 35

2 - COMPARAISON DES DONNEES DE L'ENQUETE AVEC CELLES DE LA LITTERATURE

A L'exception des Ostreidae, la bibliographie relate peu d'expériences d'écloseries de bivalves. Par ailleurs, vingt six références seulement font clairement état des relations entre conditionnement et succès de l'élevage larvaire. Ces données concernent aussi essentiellement les huîtres et accessoirement *Mercenaria mercenaria*. Quoi qu'il en soit, les indications de l'enquête et de la littérature s'accordent pour toutes les espèces. Dans les deux cas, des corrélations sont clairement exprimées jusqu'à la métamorphose entre reproduction et élevage des jeunes. Pour les phases ultérieures de l'élevage, les relations sont le plus souvent incertaines ou contradictoires.

La figure 1 amalgame et résume ces principales corrélations. Elle montre par ailleurs que :

- jusqu'à présent la qualité de l'élevage est essentiellement jugée en fonction des deux paramètres survie et croissance ;

- la relation succès de l'élevage - accumulation de réserves dans l'adulte et dans l'ovule ne fait aucun doute. Mais jusqu'à présent, seules les réserves en glycogène et lipides ont fait l'objet d'une investigation précise ;

- l'âge, la taille ou la survie moyenne d'un groupe de larves atteignant la métamorphose sont aussi bien liés aux caractéristiques des oeufs qu'aux conditions générales de l'élevage larvaire. Détail intéressant : diamètre et densité des oeufs permettraient de préjuger du succès de la métamorphose. A noter enfin, bien que cela n'apparaisse pas sur le schéma, que la durée de chaque sous-stade pédivéligère, considéré comme stade d'attente de la métamorphose, permettrait aussi de prévoir le bon déroulement de la métamorphose.

Au-delà des corrélations entre reproduction et suivi de l'élevage, l'enquête offre l'avantage, par rapport à la bibliographie, de nous conforter dans de nouvelles pistes originales de recherche. Par exemple, effet des dessalures et des éléments dissous de l'eau de mer sur les prémices et le bon déroulement de la gamétogenèse.

3 - CONCLUSIONS GENERALES

La reproduction des mollusques en éclosérie n'a pas fait l'objet de nombreuses recherches publiées ou non publiées, leur haute fécondité (entre 5 et $20 \cdot 10^6$ oeufs par femelle) palliant jusqu'alors la variabilité de la qualité des oeufs. Quelques expériences ont toutefois été réalisées sur une famille de mollusques largement cultivée de par le monde : les Ostreidae. Puis, chacun a en fait adapté à de nouvelles espèces ces connaissances acquises sur l'huître. Par conséquent, on compte aujourd'hui autant de techniques de stockage et d'alimentation des reproducteurs ou de techniques de stimulation des pontes qu'il existe d'espèces cultivées et d'écloséries. Tous se soucient pourtant de mieux connaître les besoins spécifiques en matière de conditionnement pour améliorer et stabiliser la qualité des oeufs dont les effets sont appréciables jusqu'à la métamorphose. En d'autres termes, sélectionner très tôt des pontes de qualité connue pour mener au mieux l'élevage intéresse les écloséries, d'un point de vue expérimental, mais aussi économique. Le souhait est d'autant plus fort que certaines espèces désormais produites toute l'année en éclosérie produisent des gamètes jugées de qualité médiocre lorsque la maturation est artificiellement déphasée par rapport à leur saison naturelle de gamétogenèse. C'est le cas par exemple pour Pecten maximus.

Pour établir de telles relations qualitatives entre les stades d'élevage, les points suivants devraient à notre sens mieux retenir l'attention. Ainsi,

1) L'individu pouvant être à l'origine de variations importantes dans les performances de reproduction, les résultats d'expérimentations doivent être analysés par traitement et par individu.

2) Pour tenter d'expliquer et de réduire le nombre de similitudes et de contradictions relevé dans la bibliographie ou les rapports d'enquête, plusieurs paramètres qualitatifs devraient être estimés en simultané.

3) D'autres critères que fécondité, survie et croissance devraient être utilisés pour juger les qualités de la gamétogenèse et de l'élevage larvaire.

En d'autres termes, quelles que soient les variables ou les espèces testées, chaque protocole pourrait inclure le suivi en parallèle de :

- paramètres biométriques en début et cours de gamétogenèse, indiquant l'état de santé des animaux ;

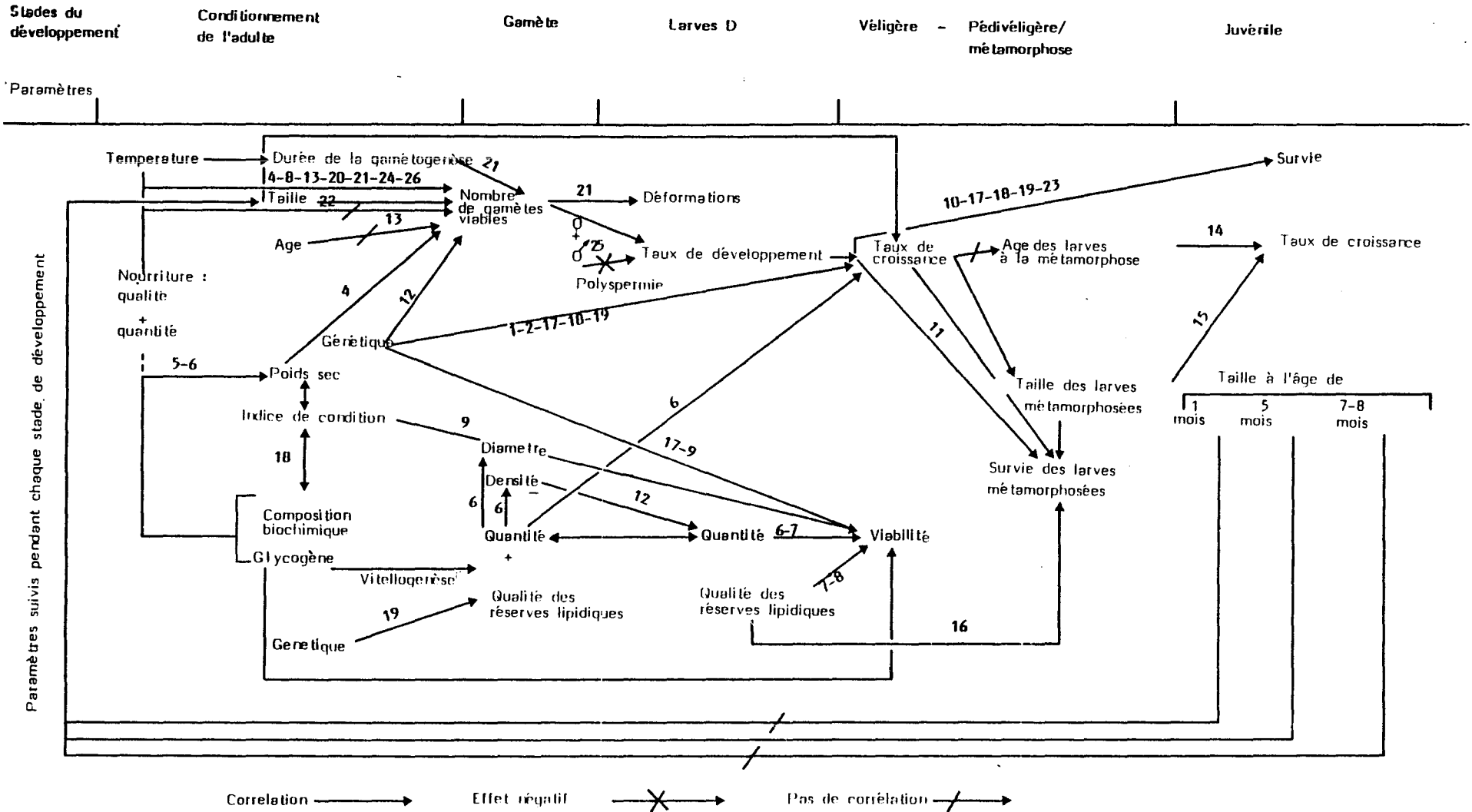


Figure 1 - Résumé des interactions entre différents stades de mollusques cultivés. Ces données proviennent de la bibliographie (numéros) et de communications personnelles

1 : Beaumont et al., 1984 - 2 : Beaumont, 1986 - 3 : Cochard et Gérard, 1987 - 4 : Fagan et al., 1985 - 5 : Gabbott and Walker, 1971 -
 6 : Gallager and Mann, 1986 - 7 : Gallager et al., 1986 - 8 : Helm et al., 1973 - 9 : Lønnø, 1980 - 10 : Herscherger et al., 1984 - 11 : Lipovsky, 1984 -
 12 : Longwell, 1983 - 13 : Loosonoff and Davis, 1963 - 14 : Losee, 1979 - 15 : Losee, 1978 - 16 : Mann, 1984 - 17 : Mallet and Hadley, 1984 -
 18 : Menzel, 1979 - 19 : Morse, 1984 - 20 : Murakami, 1984 - 21 : Pieters et al., 1980 - 22 : Pipe, 1985 - 23 : Stanley et al., 1984 - 24 : Sundet, 1984 -
 25 : Gruffyd and Beaumont, 1972 - 26 : Lønnø et al., 1980.

- paramètres histologiques qualitatifs et quantitatifs pour obtenir, à un moment donné, la topographie et les quantités de réserves de la gonade ainsi que la dynamique d'incorporation de ces réserves ;

- paramètres biochimiques - composition globale et minérale ;

- paramètres zootechniques : nombre de pontes, nombre d'oeufs, de larves D, survie et croissance avant métamorphose, résistance des oeufs à des chocs d'origine diverse, dose létale 50 % des larves à jeun.

Une telle stratégie de recherche aurait la double ambition de :

- connaître les performances de larves issues de reproducteurs à caractéristiques différentes et (ou) ayant subi un conditionnement particulier ;

- augmenter les critères de jugement qualitatif d'un élevage.

Par ailleurs, cette approche permettrait aussi bien :

- de répondre aux préoccupations des éleveurs (optimisation des techniques de programmation des pontes et impact sur la qualité de l'élevage larvaire et post-larvaire) ;

- d'estimer rapidement les performances de reproduction d'une espèce dont l'élevage en écloserie est envisagé ;

- de préciser par espèce l'importance relative de différents facteurs extrinsèques et intrinsèques agissant sur la phase reproduction dans son ensemble.

REMERCIEMENTS

Ce papier n'aurait pu être rédigé sans l'aimable coopération de nombreuses personnes travaillant en France et à l'étranger, en établissements privés ou publics. Je remercie particulièrement N. Bourne, V. Lipovsky (Canada), M. Padilla (Chili), J.C. Bayes, A. Beaumont, W. Helm (England). J.P. Baud, M. Begin, J.C. Cochard, A. Gerard, Y. Le Borgne, A. Lucas, E. Marissal (France), M. Dravers (Guernesey), J. Le Dorven (Ireland), L. Curtin (New Zealand), A. Viera (Portugal), A. Ansell (Scotland), C. Roman, J. Fabregas (Spain), J. Barber, J. Donaldson, N. Hadrey, R. Mann, W. Menzel, M.H. Roberts (USA);

REFERENCES

- Beaumont, A.R., 1986. Genetic Aspects of Hatchery Rearing of the Scallop, *Pecten maximus* (L.). *Aquaculture*, 57:99-110.
- Beaumont, A.R., Gosling, E.M., Beveridge, C.M., Budd, M.D. and Burnell, G.M., 1984. Studies on heterozygosity and size in the scallop, *Pecten maximus*. In : P.E. Gibbs (Editor), Proc. 19th Eur. Mar. Biol. Symp. Plymouth, U.K., Cambridge University Press : 443-455.
- Cochard, J.C. et Gerard, A., 1987. Production artificielle de naissain de coquille Saint-Jacques *Pecten maximus* (L.) en rade de Brest : analyse des facteurs affectant la croissance larvaire. Sixth International Pectinid Workshop, Menai Bridge U.K.
- Fagan, D., Mackie, I. and Ansell, A.D., 1985. Reproduction, larval development and settlement of the scallop, *Pecten maximus*, in the Firth of Lorne and Loch Creran, W. Scotland. 5th International Scallop Workshop, La Coruna, Spain.
- Gabbott, P.A. and Walker, A.J.M., 1971. Changes in the condition index and biochemical content of adult oysters (*Ostrea edulis* L.) maintained under hatchery conditions. *J. Cons. int. Explor. Mer*, Copenhagen, 34(1): 99-106.
- Gallager, S.M. and Mann, R., 1986. Growth and Survival of Larvae of *Mercenaria mercenaria* (L.) and *Crassostrea virginica* (Gmelin) Relative to Broodstock Conditioning and Lipid Content of Eggs. *Aquaculture*, 56:105-121.
- Gallager, S.M., Mann, R. and Sasaki, G.C., 1986. Lipid as an Index of Growth and Viability in Three Species of Bivalvae Larvae. *Aquaculture*, 56:81-103.
- Gruffydd, L.L. and Beaumont, A.R., 1972. A method for rearing *Pecten maximus* larvae in the laboratory. *Marine Biology*, 15:350-355.
- Helm, M.M., Holland, D.L. and Stephenson, R.R., 1973. The effect of supplementary algal feeding of a hatchery breeding stock of *Ostrea edulis* L. on larval vigour. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 53:673-684.
- Hershberger, W.K., Perdue, J.A. and Beattie, J.H., 1984. Genetic selection and systematic breeding in pacific oyster culture. *Aquaculture*, 39:237-245.
- Lannan, J.E., 1980. Broodstock management of *Crassostrea gigas*. III-Selective breeding for improved larval survival. *Aquaculture*, 21:347-351.
- Lannan, J.E., Robinson, A. and Breese, W.P., 1980. Broodstock management of *Crassostrea gigas*. II-Broodstock conditioning to maximize larval survival. *Aquaculture*, 21:337-345.
- Lipovsky, V.P., 1984. Oyster egg development as related to larval production in a commercial hatchery. *Aquaculture*, 39:229-235.
- Longwell, A.C., 1983. Recently reported, currently funded or proposed U.S. Studies in aquaculture genetics, or on genetics of natural or stocked populations of some relevance to concepts of stock management. International Council for the Exploration of the Sea, C.M. 1983/F:11.

- Loosanoff, V.L. and Davis, H.C., 1969. Rearing of bivalve mollusks. In : Marine Biology 1. Academic Press, London and New York, 135 pp.
- Losee, E., 1978. Influence of heredity on larval and spat growth in *Crassostrea virginica*. In : Proceedings of the Ninth annual meeting World Mariculture Society, Atlanta, Georgia, January 3-6, 1978.
- Losee, E., 1979. Relationship between larval and spat growth rates in the oyster (*Crassostrea virginica*). *Aquaculture*, 16:123-126.
- Mallet, A.L. and Haley, L.E., 1984. General and specific combining abilities of larval and juvenile growth and viability estimated from natural oyster populations. *Marine Biology*, 81:53-59.
- Mann, R., 1984. Sampling of Bivalve Larvae. North Pacific Workshop on Stock Assessment and Management of Invertebrates. Can. Special Publication of Fish. Aquatic Sciences, 92 Nanaimo, British Columbia, May 7-10, 1984.
- Menzel, R.W., 1979. Genetic manipulations of bivalve mollusks for mariculture. *Int. Council Expl. Sea.*, C.M. 1979/F:44.
- Morse, D.E., 1984. Biochemical and genetic engineering for improved production of abalones and other valuable molluscs. *Aquaculture*, 39:263-282.
- Muranaka, M.S. and Lannann, J.E., 1984. Broodstock management of *Crassostrea gigas* : environmental influences on broodstock conditioning. *Aquaculture*, 39:217-228.
- Pieters, H., Kluytmans, J.H., Zandee, D.I. and Cadée, G.C., 1980. Tissue composition and reproduction of *Mytilus edulis* in relation to food availability. *Netherlands Journal of Sea Research*, 14(3):349-361.
- Pipe, R.K., 1985. Seasonal cycles in and effects of starvation on egg development in *Mytilus edulis*. *Marine Ecology*, 24:121-128.
- Stanley, J.G., Hidu, H. and Allen, S.K.Jr, 1984. Growth of american oysters increased by popyploidy induced by blocking meiosis I but not meiosis II. *Aquaculture*, 37:147-155.
- Sundet, J.H. and Lee, J.B., 1984. Seasonal variations in gamete development in the Iceland Scallop, *Chlamys islandica*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 64:411-416.